BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

127

N° 188 SEPTEMBRE - OCTOBRE 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.
Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.
Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 188, septembre-octobre 1973, Zoologie 127

L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae) La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel

par Michel Thireau *

Résumé. — Cette étude est réalisée sur deux échantillons de l'Euprocte des Pyrénées : *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. (n = 33) et *Euproctus asper asper* Dug. (n = 9) prélevés au cours de l'été dans deux localités différentes.

L'illustration en vue externe de l'encéphale est suivie de l'analyse statistique des diverses données pondérales (somatique Ps, encéphalique Pe) et métriques (longueurs museau-cloaque *a*, cloaque-pointe de la queue *b*, totale *c*), ce travail constituant l'étape préalable à des recherches de neuroanatomie quantitative chez les Urodèles.

L'analyse de la variabilité des mesures met en évidence un fort dimorphisme sexuel pondéral. Le calcul du coefficient d'allométrie de la relation Pe/Ps chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt., par la méthode de l'axe majeur réduit, fournit une valeur AMR = 0,406 sensiblement différente de celle (AMR = 0,48) qui a été récemment trouvée chez *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber (n = 82). Pour *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt., la variabilité intrinsèque du poids encéphalique Pe est de l'ordre de 6,7 % de sa valeur moyenne. L'analyse par sexe de la relation Pe/Ps a montré une différence d'allométrie dont la signification est discutée.

La comparaison des diverses relations Pe/valeurs métriques et valeurs métriques/Ps chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt., montre que la longueur museau-cloaque *a* doit être retenue à la place du poids somatique Ps, mais l'analyse par sexe de la relation Pe/*a* révèle une mauvaise corrélation (r = 0,3857) chez les mâles ; aussi, le poids somatique est-il la meilleure grandeur de référence.

Les caractéristiques pondérales retenues en vue d'études interspécifiques sont pour *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. $\overline{Ps}$ = 60,10 dg et $\overline{Pe}$ = 25,19 mg ; pour *Euproctus asper asper* Dug. $\overline{Ps}$ = 70,44 dg et $\overline{Pe}$ = 25,33 mg.

Enfin, le calcul d'indices encéphaliques isopondéraux et isométriques ne permet pas de conclure à l'existence d'un dimorphisme sexuel vrai du poids encéphalique d'*Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

Abstract. — This study is based on two samplings of *Euproctus* of the Pyrénées : *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. (n = 33) and *E. a. asper* Dug. (n = 9), collected in summer from two different localities.

The illustration of the brain in external view is followed by statistical analysis of various weight (somatic Ps, encephalic Pe) and metric (snout-vent *a*, vent-tail tip *b*, total *c*) data, this work constituting the preliminary stage of quantitative neuroanatomical researches in Urodeles.

Analysis of the variability of measurements shows a strong sexual dimorphism in weight. Calculation of the coefficient of allometry of the Pe/Ps function in *E. a. castelmouliensis*, by the method of reduced major axis, furnishes a value AMR = 0,406 obviously different from that found recently

* *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université de Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.*

in *Salamandra s. fastuosa* Schreiber (AMR = 0,48), n = 82. For *E. a. castelmouliensis*, the intrinsic variation of the brain weight Pe is of the order of 6,7 % of its mean value. The analysis of the Pe/Ps function by sex showed a difference of allometry whose significance is discussed.

The comparison of the diverse Pe/metric value and metric value/Ps relationships in *E. a. castelmouliensis* shows that the snout-vent length *a* must be retained in lieu of the somatic weight Ps, but the analysis by sex of the Pe/*a* relationship reveals a bad correlation ($r = 0,3857$) in the males ; also, the somatic weight is the best standard of reference.

The weight characteristics retained in view of the interspecific studies are for *E. a. castelmouliensis* $\overline{Ps} = 60,10$ dg and $\overline{Pe} = 25,19$ mg ; for *E. a. asper* $\overline{Ps} = 70,44$ dg and $\overline{Pe} = 25,33$ mg.

Finally, the calculation of the isoponderal and isometric encephalic indices does not permit concluding the existence of true sexual dimorphism in the encephalic weight of *E. a. castelmouliensis*.

Introduction

Des études récentes sur les Insectivores (Bauchot et Stephan, 1964) et les Reptiles Sauriens (Platel et Bauchot, 1970 ; Platel, 1972) ont permis de mettre en évidence des coefficients d'allométrie différents pour la relation pondérale encéphalo-somatique intraspécifique moyenne (Pe/Ps) : CR (coefficient de régression) = 0,23 pour les Insectivores de base et CR = 0,392 pour les Reptiles Sauriens. Il convenait alors de rechercher ce qu'il en était dans les autres ordres de Vertébrés, par l'étude intraspécifique (Pe/Ps) d'un Oiseau (Platel, Bauchot et Delfini, 1973), de Poissons (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973 ; Ridet, Bauchot, Delfini, Platel et Thireau, 1973) et d'un Amphibien (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973). Ces études confirmèrent en particulier l'existence d'une différence de valeur du coefficient d'allométrie et elles accréditent l'hypothèse lui accordant une signification évolutive. Mais il reste encore à définir la valeur moyenne de ce coefficient dans chaque ordre pour apporter des garanties suffisantes.

Ce travail sur l'Euprocte des Pyrénées s'inscrit dans une série d'études sur les Urodèles dont le but est de fournir des résultats préalables à des études de neuroanatomie quantitative. Comme chez la Salamandre (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973), nous allons principalement analyser la relation pondérale encéphalo-somatique et rechercher une grandeur de référence métrique, capable de se substituer au poids somatique ; ce sera l'occasion aussi d'apprécier les répercussions du dimorphisme sexuel de l'Euprocte des Pyrénées. En effet, à l'encontre de ce qui avait été trouvé chez l'Agame (Bauchot, Platel et Petermann, 1972), l'étude de la Salamandre devait laisser soupçonner l'existence d'un dimorphisme sexuel vrai du poids encéphalique. L'étude de l'Euprocte des Pyrénées est intéressante à cet égard, car cette espèce présente un fort dimorphisme sexuel externe de la région cloacale surtout, de l'aspect de la queue et de la tête.

Matériel et mesures

L'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852), présente des formes locales (Wolterstorff, 1925), diversement reconnues par les auteurs modernes. Nous suivrons la terminologie de Mertens et Wermuth, 1960, ou Steward, 1969, qui reconnaissent deux

TABLEAU I

Ensemble des données numériques d'*Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
01	F	52,8	22,3	63	59	122
02	F	48,0	24,3	62	56	118
03	M	93,7	29,7	67	56	123
04	M	85,3	30,6	63	52	115
05	M	68,0	25,8	62	52	114
06	F	44,8	20,2	60	46	106
07	M	81,5	26,9	61	50	111
08	F	48,3	22,5	61	49	110
09	F	39,0	21,8	57	47	104
10	F	37,2	18,6	53	49	102
11	M	83,3	28,5	68	53	121
12	M	90,2	27,3	67	57	124
13	M	66,4	25,8	62	50	112
14	F	67,8	27,5	68	62	130
15	M	70,0	24,9	64	51	115
16	F	51,2	21,5	62	50	112
17	F	55,3	24,2	65	55	120
18	F	49,2	22,6	61	52	113
19	M	79,8	29,5	66	54	120
20	F	46,3	22,5	65	55	120
21	M	78,6	24,1	70	63	123
22	M	65,0	23,0	62	51	113
23	F	49,0	25,7	69	57	126
24	F	68,9	24,1	66	58	124
25	M	58,0	24,0	56	43	99
26	M	68,0	25,4	60	53	113
27	M	76,0	26,0	62	53	115
28	F	49,0	25,0	62	52	114
29	F	51,0	24,3	65	53	118
30	F	49,0	22,3	61	46	107
31	F	33,4	20,4	54	45	99
32	F	40,3	22,5	55	48	103
33	F	39,0	23,8	60	53	113

Ensemble des données numériques d'*Euproctus asper asper* Dug.

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
01	F	65,5	23,1	61	55	116
02	F	50,0	21,6	57	52	109
03	F	55,5	21,4	60	49	109

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
04	F	66,0	22,7	64	51	115
05	M	75,0	29,8	60	50	110
06	F	62,0	22,5	61	47	108
07	M	88,0	28,7	62	52	114
08	M	86,0	29,4	62	52	114
09	M	86,0	28,8	64	53	117

N° : numéro d'inventaire ; M : mâle ; F : femelle ; Ps : poids somatique (dg) ; Pe : poids encéphalique (mg) ; *a* : longueur museau-cloaque (mm) ; *b* : longueur de la queue (mm) ; *c* : longueur totale (mm).

sous-espèces : *Euproctus asper asper* (Dugès, 1852) et *Euproctus asper castelmouliensis* Wolterstorff, 1925. Cette nomenclature trinominale n'est pas retenue, en particulier par Thorn, 1969, et Clergue-Gazeau, 1972. Notre travail porte sur deux séries prélevées au hasard, parmi des populations géographiquement distinctes de chaque sous-espèce de l'Euprocte.

Neuf individus d'*Euproctus asper asper* (Dugès) (tabl. I) ont été récoltés le 23 août

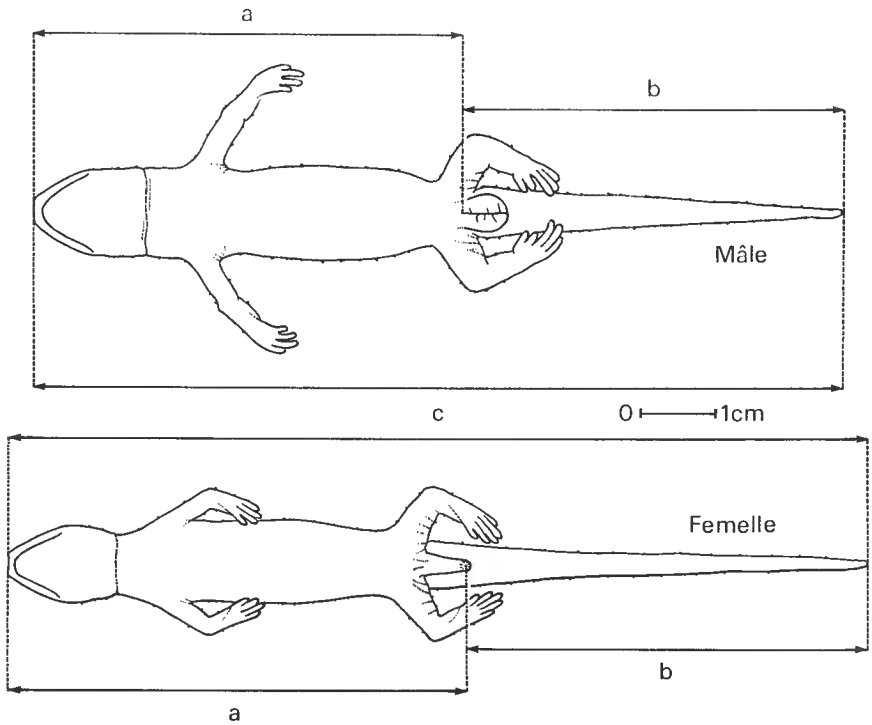


Fig. 1. — Vues ventrales d'un mâle et d'une femelle d'*Euproctus asper castelmouliensis* Wolt., avec indication des mesures effectuées. Longueur museau-cloaque (*a*), longueur cloaque-pointe de la queue (*b* longueur totale (*c*).

1971, dans un affluent du Garbet, près d'Aulus-les-Bains (Ariège), au cours de la mission MNHN 249 B. L'examen du mamelon cloacal (Despax, 1923) et des gonades permet de reconnaître 5 femelles et 4 mâles. Le poids somatique des femelles n'a pas été pondéré ; le poids des gonades n'a pas été retiré. La pesée des animaux s'effectue au demi-décigramme près, soit avec une précision de l'ordre de 1 %.

Trente-trois individus d'*Euproctus asper castelmouliensis* Wolterstorff (tabl. II) ont été récoltés le 5 août 1972, dans le torrent de Castelmouly, près de Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées), au cours de la mission MNHN 207 B. Comme précédemment, nous avons reconnu les individus des deux sexes, soit 19 femelles et 14 mâles. Le poids somatique des femelles a été diminué du poids des gonades, le poids somatique « corrigé » ainsi obtenu étant seul retenu dans les calculs. Sa mesure se fait au centigramme près, soit avec une précision d'environ 0,2 ‰.

Tous les Euproctes ont été mesurés le dos placé sur une feuille de papier millimétré (fig. 1). La longueur totale *c* a été estimée au millimètre près, soit avec une précision de l'ordre de 1 %. L'ouverture cloacale a servi de point de repère pour les deux autres mesures *a* et *b*. Chez le mâle, sa commissure antérieure permet de distinguer la limite du tronc et de la queue. Chez la femelle, l'ouverture cloacale est petite, circulaire, située au sommet d'un mamelon cloacal allongé et projeté vers l'arrière ; la base de ce mamelon correspond à la limite du tronc et de la queue. L'ouverture cloacale est un repère précis que nous retenons dans la mesure de *a*, longueur museau-cloaque, et de *b*, longueur cloaque-pointe de la queue. La longueur *a* est appréciée au millimètre près, soit avec une précision d'environ 2 %. La longueur *b* est déduite par calcul, la précision de sa valeur est évidemment moindre puisqu'il y a addition des erreurs relatives sur *a* et sur *c*.

L'encéphale de l'Euproctc des Pyrénées subit un protocole de préparation particulier (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973) ; son poids est estimé au dix-millième de gramme près, soit avec une précision d'environ 4 ‰. L'aspect externe de l'encéphale ne diffère pas qualitativement d'une sous-espèce à l'autre. La figure 2 donne la représentation en vues dorsale, ventrale et latérale gauche de l'encéphale d'*Euproctus asper castelmouliensis*. Son aspect est très voisin de celui de *Salamandra* Laurenti (Francis, 1934 ; Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973) et *Pleurodeles* Michahelles (Signoret, 1959). L'étude quantitative des grandes structures cérébrales permettra de mettre en évidence les différences interspécifiques qu'un simple examen externe ne permet pas de déceler.

Étude de la variabilité pondérale et métrique
(Tabl. II)

La méthode d'étude de la variabilité a déjà été expliquée dans un article précédent (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973). Elle a été appliquée ici pour chacune des deux sous-espèces d'Euproctc des Pyrénées, en distinguant les trois classes suivantes : ensemble des individus (T), femelles (F) et mâle (M).

Au sein d'une même classe, l'erreur standard pour cent (Sm %) du poids somatique (Ps) est toujours la plus élevée, tandis que le poids encéphalique (Pe) a une variabilité beaucoup plus faible ; c'est l'une des données pondérales les plus stables de tous les organes (Bauchot, Platel et Petermann, 1972). La variabilité pondérale est supérieure à la

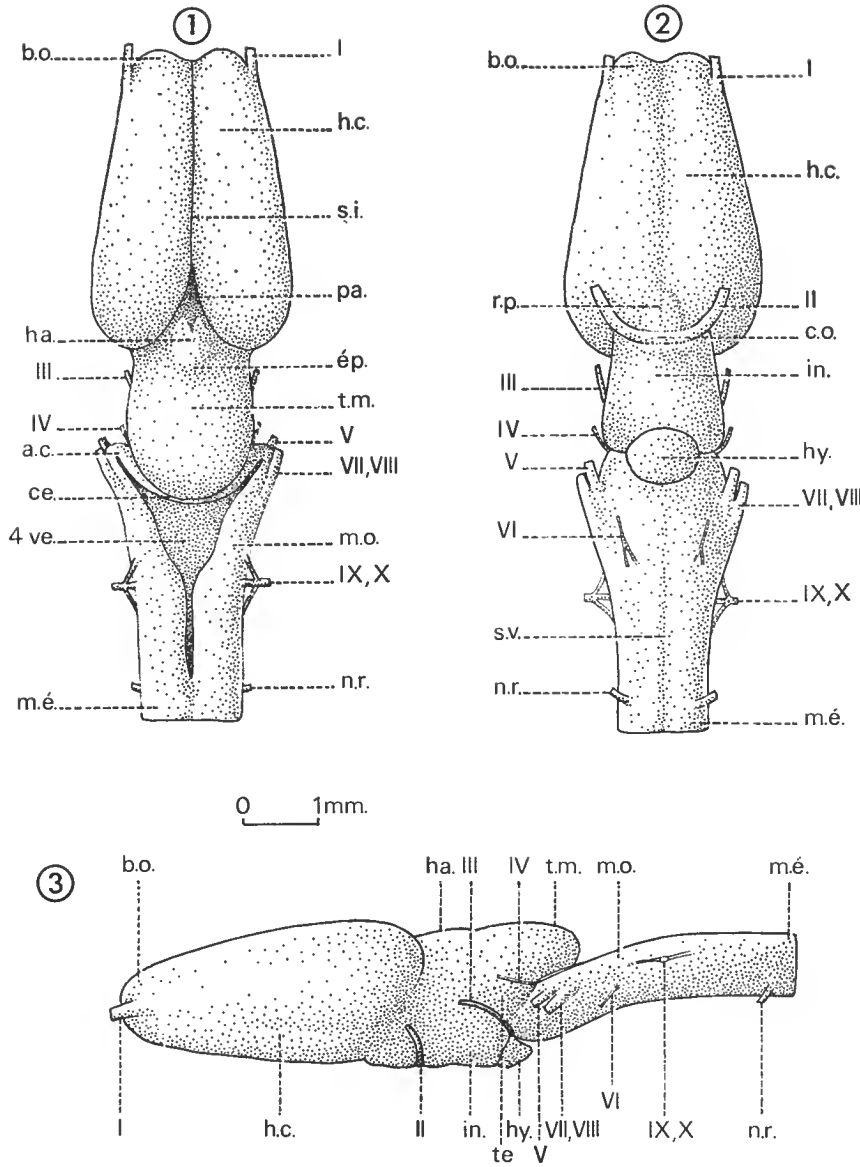


FIG. 2. — Dessins de l'encéphale d'*Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. ; vues dorsale (1), ventrale (2) et latérale gauche (3).

a.c., auricule du cervelet ; b.o., bulbe olfactif ; c.o., chiasma optique ; ce., cervelet ; ép., épiphyse ; h.c., hémisphère cérébral ; ha., habénula ; hy., hypophyse ; in., infundibulum ; m.é., moelle épinière ; m.o., medulla oblongata ; n.r., nerf rachidien (1re paire) ; pa., paraphyse ; r.p., région préoptique ; s.i., sillon interhémisphérique ; s.v., sillon ventral de la moelle épinière ; t.m., toit du mésencéphale ; te., tegmentum ; I—X, nerfs crâniens ; 4e ve., quatrième ventricule.

Tableau II

Variabilité pondérale et métrique chez *Euproctus asper castelmouliensis.*

	33 individus			19 femelles			14 mâles			Test de Student t (♂/♀)	Séeurité
	M	σ	Sm %	M	σ	Sm %	M	σ	Sm %		
Ps	60,10	16,80	27,96	48,39	9,10	18,80	75,99	10,40	13,69	7,94	999 ‰
Pe	24,47	2,80	11,45	22,95	2,08	9,05	26,54	2,32	8,75	4,58	999 ‰
$\sqrt[3]{Ps}$	18,03	1,69	9,39	16,85	1,04	6,15	19,62	0,90	4,60	8,17	999 ‰
a	62,39	4,21	6,74	61,53	4,44	7,22	63,57	3,69	5,81	1,44	98 %
b	52,42	4,62	8,82	52,21	4,88	9,35	52,71	4,41	8,37	0,31	20 %
c	114,52	7,85	6,86	113,74	8,79	7,73	115,57	6,54	5,66	0,69	50 %

Variabilité pondérale et métrique chez *Euproctus asper asper.*

	9 individus			5 femelles			4 mâles			Test de Student t (♂/♀)	Séeurité
	M	σ	Sm %	M	σ	Sm %	M	σ	Sm %		
Ps	70,44	14,01	19,88	59,80	6,90	11,53	83,75	5,91	7,06	5,61	99 %
Pe	25,33	3,69	14,58	22,26	0,73	3,28	29,18	0,52	1,78	16,59	999 ‰
$\sqrt[3]{Ps}$	19,09	1,29	6,73	18,13	0,71	3,94	20,30	0,49	2,41	5,39	999 ‰
a	61,22	2,17	3,54	60,60	2,51	4,14	62,00	1,63	2,63	1,01	60 %
b	51,22	2,33	4,56	50,80	3,03	5,97	51,75	1,26	2,43	0,64	40 %
c	112,44	3,43	3,05	111,40	3,78	3,39	113,75	2,87	2,53	1,06	60 %

Ps : poids somatique (dg) ; Pe : poids encéphalique (mg) ; $\sqrt[3]{Ps}$: (mm) ; *a* : longueur museau-cloaque (mm) ; *b* : longueur de la queue (mm) ; *c* : longueur totale (mm) ; M : moyenne ; σ : écart-type ; Sm % : erreur standard pour cent.

variabilité métrique sauf pour *Euproctus asper asper* où la variabilité du poids encéphalique est inférieure à celle de la variabilité métrique dans les classes femelle (n = 5) et mâle (n = 4) dont l'effectif des individus est petit. Pour chacune des sous-espèces, les individus pris dans leur ensemble (T) ont une variabilité pour Ps supérieure à celle des diverses valeurs métriques ; c'est une situation inverse dans les classes femelle et mâle.

En considérant les classes par sexe, on constate que chez l'Euprocte, la moyenne (M) des diverses variables est toujours plus grande chez les mâles que chez les femelles ; le test de Student (t) indique la significativité et le taux de sécurité des différences de moyenne constatées.

Cette différence n'est pas significative dans le cas de la longueur cloaque-pointe de la queue *b* (sécurité de 20 % et 40 %), ni pour la longueur totale *c* (sécurité de 50 % et 60 %). En revanche, la longueur museau-cloaque *a* est peut-être différente d'un sexe à l'autre, en raison de la sécurité trouvée (60 % et 98 %). Le poids somatique et sa racine cubique sont significativement différents d'un sexe à l'autre, dans les deux sous-espèces, avec une sécurité élevée chez *Euproctus asper castelmouliensis* (999 ‰). Le dimorphisme sexuel de l'Euprocte des Pyrénées est surtout de nature pondérale (eu égard aux variables retenues), le poids encéphalique présentant aussi un fort dimorphisme apparent (sécurité de 999 ‰). S'il s'agit d'un dimorphisme sexuel « vrai », c'est-à-dire intrinsèque, il devrait persister quand on compare des animaux de même poids ou de même taille, ne différant que par le sexe, ce que nous étudierons au dernier chapitre.

Dans la recherche d'une grandeur de référence autre que le poids somatique, l'étude de la variabilité des diverses données ne permet pas de fixer un choix. Si l'on tient compte de l'erreur standard pour cent, la longueur cloaque-pointe de la queue *b* étant la plus variable, on serait tenté de l'écarter. En revanche, il n'est guère possible de choisir entre les longueurs restantes, museau-cloaque *a* et totale *c*, puisque leur variabilité est voisine.

L'analyse des relations encéphalo-somatiques pondérale et métrique (Pe/Ps et Pe/longueurs) permettra de mieux analyser le problème du dimorphisme sexuel du poids encéphalique et aussi de choisir une grandeur de référence métrique.

La relation pondérale encéphalo-somatique (Pe/Ps)

La méthode d'étude de cette relation a été exposée à l'occasion d'autres travaux (voir en particulier : Platel et Bauchot, 1970 ; Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973).

Pe/Ps chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

L'ajustement des couples de valeurs du poids encéphalique Pe et du poids somatique Ps, pour l'ensemble des individus (n = 33), donne les résultats suivants : coefficient de corrélation r = 0,8290 ; coefficient de régression CR = 0,336 ; axe principal de l'ellipse de distribution AP = 0,352 et axe majeur réduit AMR = 0,406 (tabl. III et fig. 3). Une étude semblable chez *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973) avait fourni un coefficient d'allométrie différent, AMR = 0,480. La vitesse de croissance relative du poids encéphalique n'est pas tout à fait identique chez l'Euprocte et la Salamandre. Il n'est guère possible d'émettre une hypothèse sur la signification de

TABLEAU III. — Étude de diverses corrélations chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

Relation	Classe	Coefficient de corrélation r	Coefficient de régression CR	Axe principal AP	Axe majeur réduit AMR	Test de student t M/F	M/T	F/T
	T	0,8290	0,336	0,352	0,406			
Pe/Ps	F	0,6565	0,327	0,373	0,497	15,28	23,04	9,32
	M	0,7708	0,483	0,553	0,627			
$Pe/\sqrt[3]{Ps}$	T	0,8298	1,010	1,266	1,217			
	T	0,6351	1,055	2,143	1,661			
Pe/*a*	F	0,7861	0,973	1,305	1,237	39,59	— 26,62	— 74,02
	M	0,3857	0,570	2,485	1,477			
Pe/*b*	T	0,4469	0,581	1,748	1,299			
Pe/*c*	T	0,6017	0,994	2,194	1,652			
a/Ps	T	0,6492	0,159	0,164	0,244			
b/Ps	T	0,4546	0,142	0,154	0,312			
c/Ps	T	0,5729	0,141	0,146	0,246			

Pe : poids encéphalique ; Ps : poids somatique ; *a* : longueur museau-cloaque ; *b* : longueur de la queue ; *c* : longueur totale ; T : totalité des individus ; F : femelles ; M : mâles.

ce résultat encore trop partiel, en accord cependant avec les conclusions de certains auteurs. WAKE et ÖZETI, 1969, à l'aide des méthodes de la taxinomie numérique, ont étudié les caractères relatifs aux mécanismes de la nutrition chez les Salamandridés qu'ils classent alors en 4 groupes (A à D) : les genres *Euproctus* (groupe B) et *Salamandra* (groupe A) ont des affinités évolutives qui les séparent nettement.

L'étude de la variabilité (tabl. II) donne pour le poids encéphalique une erreur standard pour cent Sm % = 11,45. A partir de la relation pondérale encéphalo-somatique, on peut estimer la variabilité encéphalique intrinsèque en éliminant les effets de la variable concomitante que représente le poids somatique. Des droites parallèles à la droite d'allométrie (AMR = 0,406) sont menées par chaque point représentatif des couples de valeurs log Pe-log Ps. La moyenne de leur ordonnée à l'origine donne la valeur du poids encéphalique Pe = 4,7 mg, quand le poids somatique est ramené à l'unité, soit Ps = 1 dg. La variabilité intrinsèque du poids encéphalique est de 6,72 %, valeur bien inférieure à celle de la variabilité globale (11,45 %).

Les individus mâles et femelles se répartissent en deux nuages de points successifs (fig. 3). Pour chacun d'eux, il n'y a pas de ségrégation nette entre individus juvéniles et « adultes », contrairement à ce qui a été mis en évidence chez la Salamandre (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973). Dans les études interspécifiques ultérieures, nous caractériserons *Euproctus asper castelmouliensis* par un poids somatique moyen $\overline{Ps}$ = 60,10 dg (tabl. II) et un poids encéphalique $\overline{Pe}$ = 25,19 mg, déduit par calcul à partir d'un AMR = 0,406.

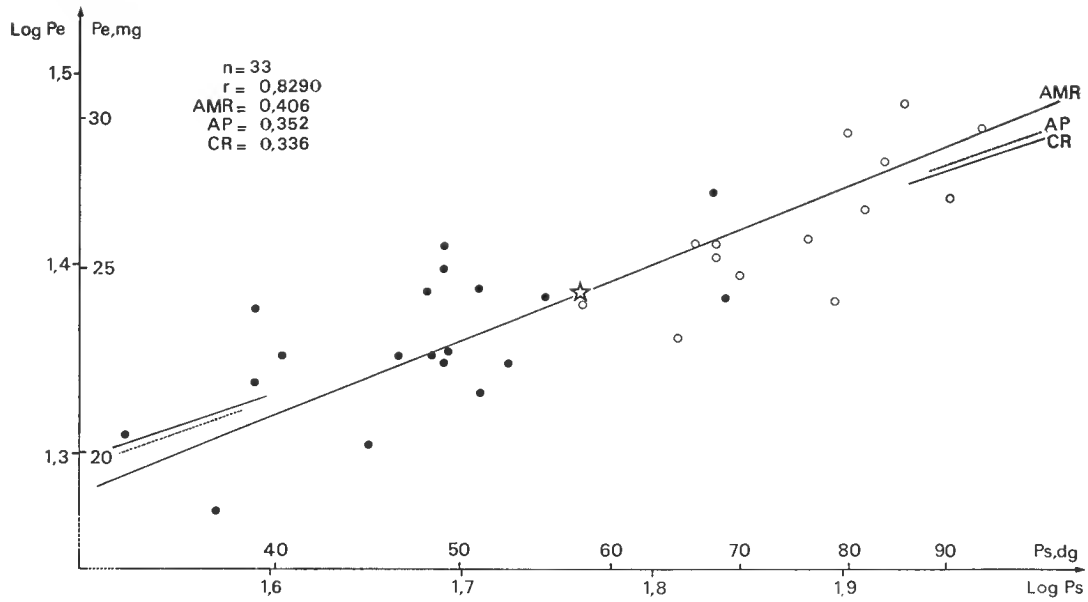


Fig. 3. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps, chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes correspondent aux poids encéphaliques Pe exprimés en milligrammes et aux poids somatiques Ps exprimés en décigrammes ; l'échelle des valeurs brutes de ces deux variables est indiquée. Les individus mâles sont représentés par des cercles blancs et les femelles par des cercles noirs ; le centre de gravité est indiqué par une étoile.

AMR, axe majeur réduit ; AP, axe principal de l'ellipse ; CR, coefficient de régression ; n, effectif ; r, coefficient de corrélation.

L'étude de la variabilité nous a fourni l'occasion de mettre en évidence un dimorphisme sexuel apparent très significatif pour les données pondérales et en particulier pour le poids encéphalique (tabl. II). Si nous analysons les individus classés par sexe (fig. 4), nous trouvons pour la relation Pe/Ps : chez les femelles (n = 19), une corrélation r = 0,6565 et une allométrie AMR = 0,497 ; chez les mâles (n = 14), r = 0,7708 et AMR = 0,627. Le test de Student indique une différence hautement significative de l'allométrie des trois classes : mâle, femelle et totalité des individus. Cependant, la corrélation dans cette dernière classe r = 0,8290 est la meilleure. L'effectif des lots par sexe n'est pas très élevé et les variables pondérales ont une amplitude réduite. Ces trois remarques conduisent à penser que la pente AMR = 0,406 de l'ensemble des individus traduit mieux l'allométrie pondérale encéphalo-somatique d'*Euproctus asper castelmouliensis* que ne le font les vitesses de croissance différentes trouvées par l'étude de chacun des sexes.

Pe/Ps chez *Euproctus asper asper* Dug.

Il convenait bien d'étudier chaque sous-espèce séparément : en effet, la figure 5 montre la répartition des points représentatifs des couples de valeurs log Pe-log Ps pour l'Euprocte des Pyrénées. Bien que les points représentatifs d'*Euproctus asper asper* soient compris

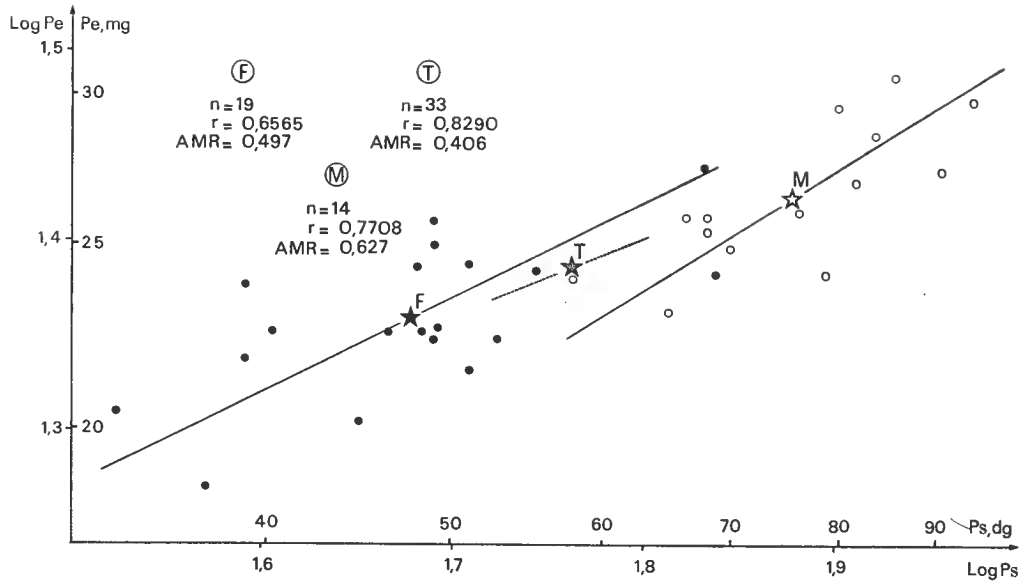


FIG. 4. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps, chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. F, classe des femelles ; M, classe des mâles ; T, totalité des individus. Mêmes conventions que pour la figure 3.

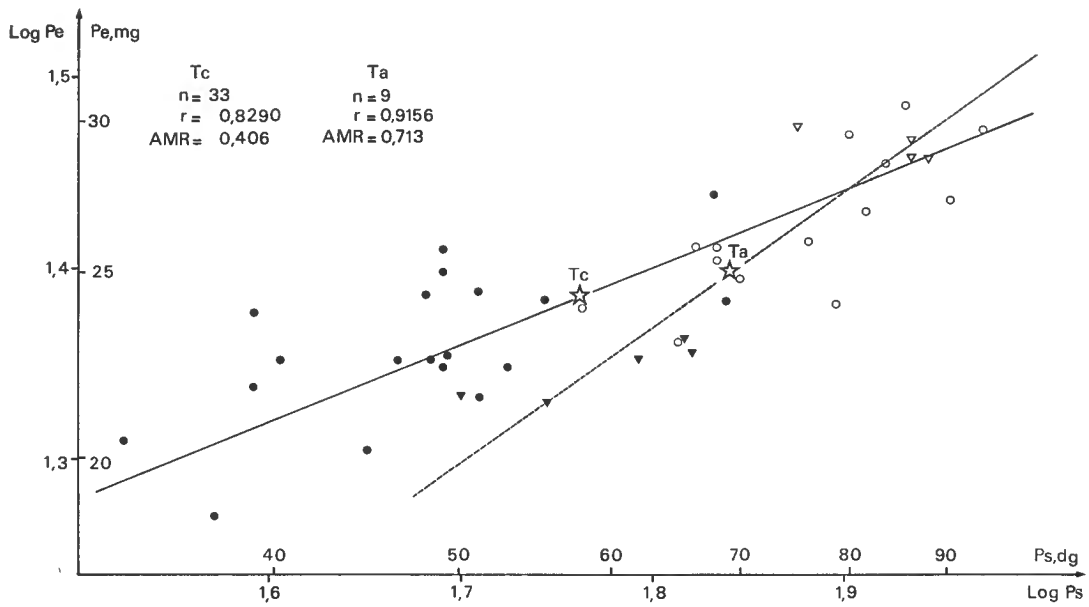


FIG. 5. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps, chez l'Euprocte des Pyrénées. Les individus mâles sont représentés par des cercles blancs, les femelles par des cercles noirs pour *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. Les individus mâles sont représentés par des triangles blancs, les femelles par des triangles noirs pour *Euproctus asper asper* Dug. Tc = Totalité des individus d'*Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. Ta = Totalité des individus d'*Euproctus asper asper* Dug. Mêmes conventions que pour la figure 3.

dans les nuages de dispersion de ceux de l'autre sous-espèce, leur position conduit à un ajustement (r = 0,9156 et AMR = 0,713) différent de celui qui a été trouvé pour *Euproctus asper castelmouliensis* (r = 0,8290 et AMR = 0,406). Il n'est pas possible de retenir comme caractéristique d'*Euproctus asper asper* ces valeurs données par l'étude de l'échantillon, compte tenu de son effectif très réduit (n = 9). Seul un effectif plus élevé aurait permis de démontrer l'existence d'une différence pour la relation pondérale encéphalo-somatique (Pe/Ps) entre les deux sous-espèces. Nous retiendrons pour caractéristiques pondérales d'*Euproctus asper asper* les valeurs fournies par l'étude de la variabilité (tabl. II), soit $\overline{Ps}$ = 70,44 dg et $\overline{Pe}$ = 25,33 mg.

Recherche d'une grandeur de référence métrique chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

La recherche d'une grandeur métrique, capable de se substituer au poids somatique

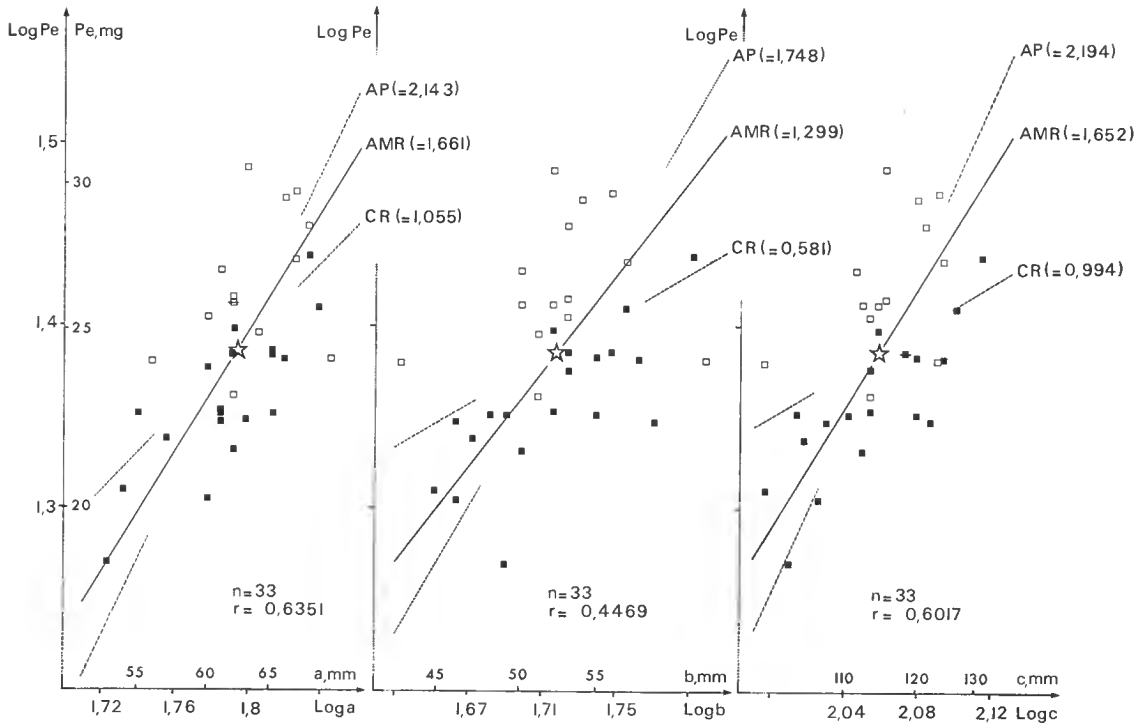


Fig. 6. — Les relations Pe/*a* (longueur museau-cloaque), Pe/*b* (longueur cloaque-pointe de la queue) et Pe/*c* (longueur totale), chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes en ordonnées correspondent aux poids encéphaliques Pe exprimés en milligrammes, les logarithmes des abscisses correspondent aux diverses longueurs exprimées en millimètres ; l'échelle des valeurs brutes des variables est indiquée. Les individus mâles sont représentés par des carrés blancs et les femelles par des carrés noirs. Le centre de gravité est indiqué chaque fois par une étoile.

AMR, axe majeur réduit ; AP, axe principal de l'ellipse ; CR, coefficient de régression ; n, effectif ; r, coefficient de corrélation.

présente un intérêt dans certaines circonstances (variations saisonnières, hibernation, reproduction, captivité...) qui perturbent sa valeur et le rendent moins représentatif. Aussi, avons-nous analysé les diverses relations Pe/grandeurs linéaires, soit Pe/*a*, Pe/*b*, Pe/*c*, ainsi que Pe/ $\sqrt[3]{Ps}$ (tabl. III et fig. 6).

L'allométrie de la relation Pe/ $\sqrt[3]{Ps}$ (AMR = 1,217) est le triple de celle de la relation Pe/Ps (AMR = 0,406). Ceci est moins bien vérifié pour les autres relations Pe/grandeurs métriques. Le coefficient de corrélation élevé pour Pe/ $\sqrt[3]{Ps}$ (r = 0,8298) confirme le bien-fondé du choix du poids somatique comme grandeur de référence. Les corrélations du poids encéphalique avec les autres grandeurs métriques sont plus lâches : r = 0,6351 pour Pe/*a* ; r = 0,6017 pour Pe/*c* et r = 0,4469 pour Pe/b. La longueur museau-cloaque suit au plus près les variations du poids encéphalique, comme chez la Salamandre (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973), mais l'hypothèse que nous avions émise alors à propos du choix de la longueur museau-cloaque, en tant que grandeur de référence absolue chez les Urodèles, est beaucoup moins soutenable. Quant à la longueur cloaque-pointe de la queue *b*, le manque d'étroitesse de sa liaison au poids encéphalique (r = 0,4469) lui confère un intérêt réduit.

L'étude des relations Longueurs/Ps complète les résultats précédents ; la comparai-

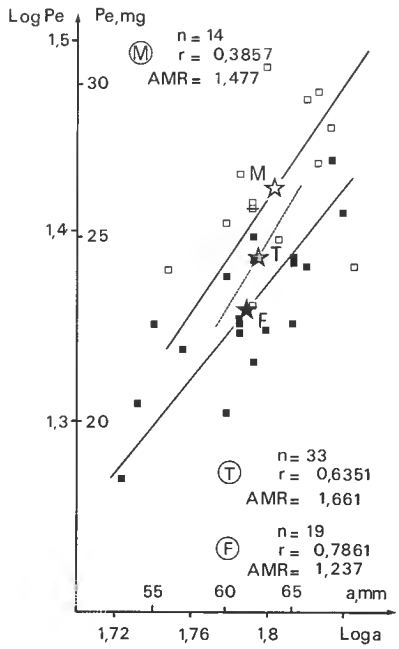


Fig. 7. — La relation Pe/*a* (longueur museau-cloaque), chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.
F, classe des femelles ; M classe des mâles ; T, totalité des individus. Mêmes conventions que pour la figure 6.

son des coefficients de corrélation montre que c'est la longueur museau-cloaque *a* qui suit au plus près les variations du poids somatique, puis la longueur totale *c*. L'allométrie liant une longueur au poids correspondant à une valeur théorique de 0,333, nous en sommes assez éloignés pour les relations *a*/Ps et *c*/Ps ; la relation *b*/Ps s'en approche au plus près (AMR = 0,312).

L'étude de la relation Pe/*a* par sexe (tabl. III et fig. 7) fournit l'occasion de confirmer l'existence d'un dimorphisme sexuel apparent du poids encéphalique. L'allométrie trouvée chez les femelles (AMR = 1,237) est plus proche de la valeur théorique (AMR = 0,406 × 3), que celle des mâles (AMR = 1,477). Le test de Student appliqué à l'axe majeur réduit des trois lots (mâle, femelle, total des individus) apporte des résultats hautement significatifs. Le centre de gravité des trois droites d'ajustement diffère, ce qui ne surprend pas après les résultats fournis par l'étude de la variabilité et de la relation Pe/Ps : il existe bien un dimorphisme sexuel apparent du poids encéphalique. Mais pour les mêmes raisons que lors de l'étude par sexe de la relation Pe/Ps et, de plus, compte tenu de la faible corrélation de la liaison Pe/*a* chez les mâles (r = 0,3857), il convient de considérer avec prudence les résultats apportés par le test de Student.

Tableau IV. — Indices isométriques et isopondéraux chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

Valeur des indices

N°	Sexe	Pe1	Pe2	N°	Sexe	Pe1	Pe2
01	F	100,51	98,42	32	F	113,58	102,27
02	F	89,84	102,53	33	F	103,96	104,77
06	F	88,23	97,47	3	M	108,01	100,15
08	F	95,64	99,84	4	M	123,27	102,41
09	F	103,69	101,62	5	M	106,75	99,81
10	F	99,84	97,30	7	M	114,32	98,83
14	F	97,57	101,91	11	M	101,14	100,35
16	F	88,93	97,71	12	M	99,29	98,00
17	F	92,54	100,44	13	M	106,71	100,14
18	F	96,08	99,75	15	M	97,72	98,32
20	F	86,07	100,38	19	M	109,97	102,08
23	F	89,01	104,18	21	M	81,51	96,03
24	F	89,84	97,55	22	M	95,13	96,89
28	F	103,41	103,19	25	M	117,54	99,54
29	F	92,94	101,67	26	M	110,95	99,30
30	F	94,74	99,37	27	M	107,57	98,62
31	F	106,16	101,56				

N° : numéro d'inventaire ; Pe1 : indice isométrique ; Pe2 : indice isopondéral ; F : femelle ; M : mâle.

Variabilité des indices

Indice	Sexe	Moyenne	Écart-type	Erreur standard %	Test de Student	Sécurité
	M	105,71	10,39	9,83	2,85	98 %
Pe1	F	96,45	7,38	7,65		
	M	99,31	1,76	1,77		
Pe2	F	100,63	2,29	2,27	— 1,86	90 %

Le dimorphisme sexuel vrai du poids encéphalique chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt.

L'étude de la variabilité du poids encéphalique, des relations Pe/Ps et Pe/*a*, nous a permis de démontrer l'existence d'un dimorphisme sexuel apparent du poids encéphalique, sans pouvoir affirmer qu'il existe une vitesse de croissance relative du poids encéphalique propre à chacun des sexes. Il s'agit de savoir maintenant si ce dimorphisme sexuel persiste lorsque l'on compare des animaux de même poids ou de même taille, ne différant que par le sexe. La recherche d'un dimorphisme sexuel vrai a été réalisée en calculant un indice encéphalique isopondéral (à poids somatique égal) et un indice encéphalique isométrique (à longueur museau-cloaque égale) dont la définition et le calcul pratique se trouvent dans l'article de Bauchot, Platel et Petermann, 1972.

Le tableau IV donne les résultats du calcul des indices, l'analyse de leur variabilité et l'application du test de Student ; ce dernier indique une différence peu significative (sécurité de 90 %) entre les indices isopondéraux des deux sexes. Les indices isométriques présentent une différence un peu plus significative (sécurité 98 %). Ces deux résultats ne permettent pas de conclure à l'existence d'un dimorphisme sexuel vrai du poids encéphalique d'*Euproctus asper castelmouliensis*.

Conclusion

L'Euprocte des Pyrénées présente un net dimorphisme sexuel pondéral mais les résultats que nous venons d'exposer ne permettent pas de conclure à l'existence d'un dimorphisme sexuel vrai du poids encéphalique chez *Euproctus asper castelmouliensis* Wolt. Le coefficient d'allométrie de la relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps a pour valeur 0,406 (AMR) chez *Euproctus asper castelmouliensis* et diffère de celui qui a été trouvé chez *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber (AMR = 0,480). L'Euprocte des Pyrénées présente une allométrie qui le place probablement à part au sein des Urodèles, en le rapprochant à ce point de vue de Vertébrés plus évolués comme les Sauriens (Platel, 1972). Comme chez la Salamandre, la longueur museau-cloaque peut être retenue à la place du poids somatique ; toutefois, cette longueur ne pourra pas servir de référence absolue comme nous le supposions précédemment (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973). Dans la perspective de comparaisons interspécifiques, nous avons déterminé, compte tenu des échan-

tillonnages dont nous disposions, un poids somatique et un poids encéphalique moyens, caractéristiques d'*Euproctus asper castelmouliensis* et *Euproctus asper asper* Dug. Il conviendrait de déterminer les valeurs caractérisant d'autres espèces d'Urodèles à partir d'études intraspécifiques du même type. L'une d'elles portant sur le Triton palmé, *Triturus helveticus helveticus* (Razoumovsky, 1789) permettra d'apprécier la répercussion des variations géographiques.

Remerciements

Nous remercions bien vivement M. le Pr R. Bauchot et M. R. Platel de leurs conseils, M. le Pr J. Guibé qui nous a donné les moyens de réaliser ce travail et M. le Pr C. Delamare-Deboutteville pour son aimable hospitalité au laboratoire de Moulis (Ariège).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bauchot, R., et H. Stephan, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta zool., Stockh.*, **45**, 1963 (1964) : 63-75.

Bauchot, R., R. Platel et R. Petermann, 1972. — La variabilité pondérale de quelques organes chez l'Agame (Margouillat) *Agama agama* (L.) (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zool. Anz.*, Leipzig, **188** (5/6), 1971 (1972) : 316-338.

Bauchot, R., R. Platel, J.-M. Ridet et M. Thireau, 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta zool., Stockh.*, **54**, 1972 (1973) : 53-64.

Clergue-Gazeau, M., 1972. — L'Euprocte pyrénéen. Conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *CNRS, Paris*, **479** : 825-960, XIV pl.

Despax, R., 1923. — Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. Bonnet, Toulouse, 256 p., 5 pl.

Francis, E., 1934. — The anatomy of the Salamander. Clarendon, Oxford, i-xxi + 381 p.

Mertens, R., et H. Wermuth, 1960. — Die Amphibien und Reptilien Europas. Kramer, Frankfurt am Main, i-xi + 264 p.

Platel, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 2181-2184.

Platel, R., et R. Bauchot, 1970. — L'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Zool. Anz.*, Leipzig, **184** (1/2), 1969 (1970) : 33-47.

Platel, R., R. Bauchot et C. Delfini, 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période postnatale. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **185** (1/2), 1972 : 88-104.

Ridet, J.-M., R. Bauchot, C. Delfini, R. Platel et M. Thireau, 1973. — L'encéphale de *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758) (Chondrichthyes, Selacii, Scyliorhinidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, Roscoff, **15**, 1973 : 11-28.

Signoret, J., 1959. — Anatomie de la région céphalique chez *Pleurodeles waltli* Michahelles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **84** (1) : 33-51.

Steward, J. W., 1969. — The tailed Amphibians of Europe. David et Charles, Newton, 180 p.

THIREAU, M., R. BAUCHOT, R. PLATEL et J.-M. RIDET, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 106, Zool. 80 : 49-65.

THORN, R., 1969. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, 1968 (1969), 376 p.

WAKE, D., et N. ÖZETI, 1969. — Evolutionary relationships in the family Salamandridae. *Copeia*, USA, **1** : 124-137.

WOLTERSTORFF, W., 1925. — Uber mehrere Lokalformen des Pyrenäenmolches, *Euproctus asper* Dugès. *Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch., Magdeburg*, **4** (1) : 61-76.

Manuscrit déposé le 25 janvier 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 188, sept.-oct. 1973, Zoologie 127 : 1497-1513.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 005 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

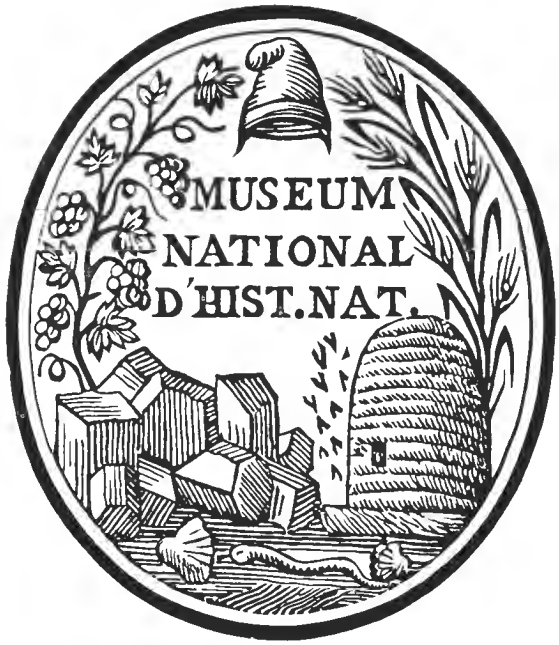
Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.